中華農業研究 (Jour. Agric. Res. China) 47(3): 47～64 (1999)

期作間水芋全生育期光合成物質生產之比較[1]

魏夢麗[2]　陳烈夫[3]　呂椿棠[2]　呂秀英[2]

摘要：本試驗於1995及1996年分別於本省最適（1月）及較不適宜（7月）之栽種季節下種植水田檳榔心芋，自移植起每月各取樣一次，直到移植後第8個月收穫止，測定水芋生育全期植株各部位的乾物重、全氮與非構造性碳水化合物(TNC)濃度及含量的變化情形，以明瞭期作間產量差異的原因，並探討造成水芋產量降低的主要限制因子。水芋植株各部位在全生育期間皆以葉片的氮素濃度最高，而TNC濃度以球莖為最高，葉柄也具有貯存碳水化合物的功能。1月種植期在地上部生長旺盛期的溫度及日射量較高，故行光合作用的地上部營養器官能提供預貯光合成產物的能力強，同時於球莖快速膨大期轉移至球莖積儲之氮素轉流量較高，地上部可有較多的預貯TNC以供球莖充實，若不考慮呼吸作用之消耗，地上部營養器官TNC最高可貢獻13～19％之球莖TNC，因此收穫產量較高。而7月種植期產量降低的主要原因，為地上部生長旺盛期間的氣溫降低且日射量減少，導致光合成產量不足，同時其轉運分配至球莖的效率低且時間短，故乾物質及碳水化合物不足以提供移植後第6個月以後的球莖快速充實膨大所需，直到收穫止，其球莖乾重、氮素及TNC佔有全株之比例都未有明顯增加。

關鍵詞：芋、種植期、乾物質、氮素、非構造性碳水化合物。

前　言

本省氣候溫暖，雖全年均可栽種芋作物，但由以往研究試驗報告(3)中發現氣象變化差異之影響，中部地區以1月份為最適合栽種水芋（水田檳榔心芋）之季節，而7月份種植則較為不適宜。這是由於1月種植芋作物時，植株生育期於地上部生長旺盛期間，適逢高溫及高日射量，故能累積較高的乾物質與光合作用產物，以因應之後球莖快速膨大充實所需，致使成熟期可獲致較高的球莖產量；反之，7月種植期則因為地上部生長旺盛期間逢低溫及低日射量，乾物質與光合作用產物累積速率甚為緩慢，供源呈現不足，故導致成熟期之產量降低。

7月種植期水芋之光合成物質生成量是否不足以供應植株的需求，及其是否為低產的主要原因，則仍缺乏瞭解。一般在探討禾穀類作物產量的限制原因，可由三方面來分析：(一)植株開花後的同化作用能力可能限制產量，(二)產量可能為穗部的儲蓄能力所限制，(三)轉運系統轉同化物質的能力，可能在積儲(sink)與供源(source)之間受到某些限制(11)。Muchow and Wilson (16)發現，有些高粱品種的產量完全受供源所限制，而部份品種則受到積儲與供源兩者限制。本省水稻一期作之積儲容積為產量限制

1. 行政院農業委員會農業試驗所　研究報告第 1991 號。
2. 本所農藝系助理研究員、助理研究員及研究員。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。
3. 本所農場管理室助理。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。

因子，二期作則積儲與供源並爲限制因子[1]。芋爲多年生宿根性作物，收穫部位爲球莖，球莖的生長於植株生育初期即已開始，此與一般禾穀類作物不同。當球莖開始形成時，球莖和頂端的新葉就變成積儲，且二者在整個生育期中佔有相當長的時間，而地上部可行光合作用的葉片及葉柄即變成供源。如果供源無法充分分配供給時，則球莖與梢頭部新葉之間發生相互競爭光合產物，所以在芋球莖生長中供源與積儲的關係較禾穀類複雜。

乾物質的累積與非構造性碳水化合物（total nonstructural carbohydrates, TNC）的生成爲植物光合作用之直接結果；芋作物將太陽能轉變成化學能的能力如何，有必要加以瞭解。非構造性碳水化合物又稱爲有效性碳水化合物，可直接參與代謝轉移、貯藏及構成組織等作用，對絕大多數的作物而言，TNC更是植株生長和發育的主要能量能源。氮素爲構成植物蛋白質與葉綠素的主要成分之一，與各項生理活性均有密切關係，尤其在光合作用方面，更受氮素營養的直接影響。對水稻而言，期作間TNC及氮素分佈與累積的差異，可能是引起二期作低產的重要因子[8]，而就植株的TNC含量與轉移效率進行比較，當更具意義[5]。Tsai et al.[19]認爲玉米籽粒容納含氮化合物總量的多少與產量有相關性，亦即氮生產量與碳水化合物生產量有關。陳等[3]指出氮素對水芋之植株生長及產量扮演著關鍵性角色，芋之氮素含量往往會隨著不同生育期及期作而改變。但是球莖產量和氮素總吸收量間的關係不一定存在，因爲不同生長環境存在有高度的變異性[14]。此外，Jacobs and Clarke[12]之旱芋氮肥試驗也證實多施氮肥僅能提高葉片、葉柄及根部乾重，卻不能增加球莖乾重。在陳等的試驗研究報告發現[4]，若不包括生長期枯萎葉片及其他腐敗組織所損失之氮素含量，僅就地上部及球莖所吸收氮素量而言，芋植株對氮素需求量並不高。但爲了可具有較大的葉面積，並在球莖累積多量的乾物質，芋作物需要施用大量的氮肥，尤其是水芋，爲了抵銷湛水狀態下所流失之氮素，往往需施用高氮肥[9]。由此看來，顯然水芋氮素同化作用與產量之間的關係並不單純。

因此本研究進一步測定最適（1月）及較不適宜（7月）之栽種季節下水芋全生育期植株各部位乾物質、全氮與TNC累積性狀的變化差異，以瞭解期作間產量差異的原因，及探討水芋產量降低的主要限制因子，提供爲增加水芋產量之參考。

材料與方法

本研究以臺灣地區栽培最廣的地方品種檳榔心芋爲試驗材料；田間栽培試驗在農業試驗所之田區進行，分別於1995年及1996年之1月12日及7月12日各種植一次，爲期兩年。每一種植期重複四次，行株距70×30公分，每行25株，每重複種植8行共200株。本試驗以水田栽培方式種植，整地方法與種植水稻時相同。自種芋田選取子芋，秤重後取35±10公克之芋苗，爲防治軟腐病，先以50%免賴得可濕性粉劑1000倍液浸漬60分鐘並陰乾後再逢機種植於試驗田區。種植後田間保持淺水3-5公分，生育期間前七個月田間經常保持淹水狀態，以後則僅維持土壤濕潤狀態。

肥料爲硫酸銨、過磷酸鈣及氯化鉀，氮、磷、鉀三要素每公頃施用量各爲700、200及600公斤[7]。平均分爲七等分於移植前及移植後每隔一個月施用一次。生育期間之雜草控制，在種植後1至3天每公頃施用5%丁基拉草粒劑30公斤，並保持3至5公分淺水3天，種植後一個月再以同量施用一次，爾後則視田間雜草及子芋產生數量適時拔除，以免影響水芋正常生長。病蟲害防治則依實際情況適時防治(參閱農林廳編-植物保護手冊)，其他管理方法則依一般慣行法行之。

移植後每一個月自各重複中逢機選取3株生育正常的植株，四重複共取樣12株，每一植株區分爲葉片、葉柄及球莖等部位，分別置於送風乾燥箱中以80°C烘乾72～96小時後，秤量乾物重，隨後經40目篩Wiley mill磨粉，供化學分析用。氮素濃度依照semi-micro Kjeldahl 法測定。TNC濃度之測定依照Smith[18]法進行，將磨粉樣品於40℃下以takadiastase（主要是amylase，美國Miles Laboratories, Inc. 出品）

水解44 小時，然後再依Shaeffer-Somogyi 的 Copperiodometric法測定還原醣。氮素和TNC含量，均以其濃度值與乾物重之乘積來估算。

芋作物全生育期均處於營養生長狀態，並無明顯的外觀型態差異可供區分生育時間，但從過去研究結果發現，水芋生長依其植株各部位乾物質生產分配的趨勢，亦可大致將其區分爲生長初期（移植後第1～2個月）、地上部生長旺盛期（移植後第2～5個月）、球莖快速膨大期（移植後第5～7個月）及成熟期（移植後第8個月或更長時間）等四個生長階段[2]。因此本試驗每一種植期每月各取樣一次，到移植後第8個月爲止，共調查8次，以詳細調查水芋在各生長階段乾物質、氮素與TNC累積性狀的變化。

結　果

圖1爲1995年1月至1997年4月在農業試驗所各月份之每月平均日溫(℃)及累積日射量(MJ)之變化。試驗期間兩期作氣象環境迥然不同，同一期作不同年度之間則氣象變化一致。平均氣溫方面，1月種植期水芋生長初期正是冬末春初，氣溫較低，在15~18℃之間，之後溫度逐漸上升，到移植後第5個月（6月）時之水芋生長中期的氣溫達到最高，在移植後第5～7個月（6~8月）間之平均日溫約在28℃左右，隨後氣溫開始下降，到移植後第8個月（9月）採收時的平均日溫約爲25℃；7月種植期水芋生長初期正是夏季，氣溫甚高，但隨後氣溫便快速下降，在移植後第5個月（12月）時之水芋生長中期的氣溫達到最低，隨後溫度緩慢上升，到移植後第8個月（3月）採收時的平均日溫爲20℃。累積日射量方面，1月種植期水芋生長初期日照較少，進入生長中期後則日照充足，日射量大致維持在350~500MJ之間；7月種植期水芋生長初期的日射量雖然較多，但隨後因爲入冬，日射量明顯降低，生長中期到收穫止的日射量約在230～340MJ之間。

1995及1996兩年試驗於1月及7月不同種植期下水芋生育期間植株各部位乾物重之變化，列於圖2。期作間的生長曲線變化有很大之差異，但同一期作不同年度之間曲線的升降趨勢表現一致。惟1月種植期於移植後第6個月起之地上部乾物重在不同年度間的差異較大，是因爲1996年試驗期間連續遭受5月下旬之中度颱風凱姆(CAM)及7月下旬強烈颱風賀伯(HERB)來襲，造成芋植株地上部嚴重傷害，致使1996年試驗植株地上部乾物重較1995年試驗結果爲低（圖2）。水芋植株在移植後葉片乾重即開始增加，1月種植期之生長初期的葉片乾重增加速率並不如7月種植期，但在移植後第3個月起，1月種植期的葉片乾重迅速增加，至移植後第5個月時達最高值後才急速下降；7月種植期水芋植株在生長初期雖然葉片乾重增加迅速，但自移植後第3個月起，葉片乾重之增加便開始變緩，並一直保持著緩慢速率漸增，到移植後第8個月收穫止都未有明顯高峰值；在移植後第4～6個期間，1月種植期的葉片乾重都較7月種植期爲高（圖2-A）。水芋的葉柄乾重隨生育時間之變化趨勢，與葉片相似，雖然1月種植期的葉柄乾重在生長初期低於7月種植期，但自移植後第3個月起即快速增加，到移植後第6個月時達高峰值後則急速下降；7月種植期的葉柄乾重在生長初期增加迅速，但到移植後第3個月起則以極緩慢速率持續增加，直到移植後第8個月收穫時都未見有明顯高峰值；在移植後第4～6個月期間，1月種植期的葉柄乾重都較7月種植期爲高（圖2-B）。由於水芋植株在移植後之生長初期主要以新葉的生成爲主，球莖純粹處於消耗狀態，故球莖乾重不增反降，自移植後第2個月起球莖乾重才開始緩慢增加，且不同種植期間的增加速率並未有明顯差異，至移植後第5個月起1月種植期的球莖乾重開始急速增加；而7月種植期的球莖乾重在移植後第2～8個月期間都是以緩慢速率增加，其速率遠低於1月種植期（圖2-C）。

水芋兩年試驗於1月及7月不同種植期下生育期間植株各部位氮素濃度之變化，列於圖3。水芋植

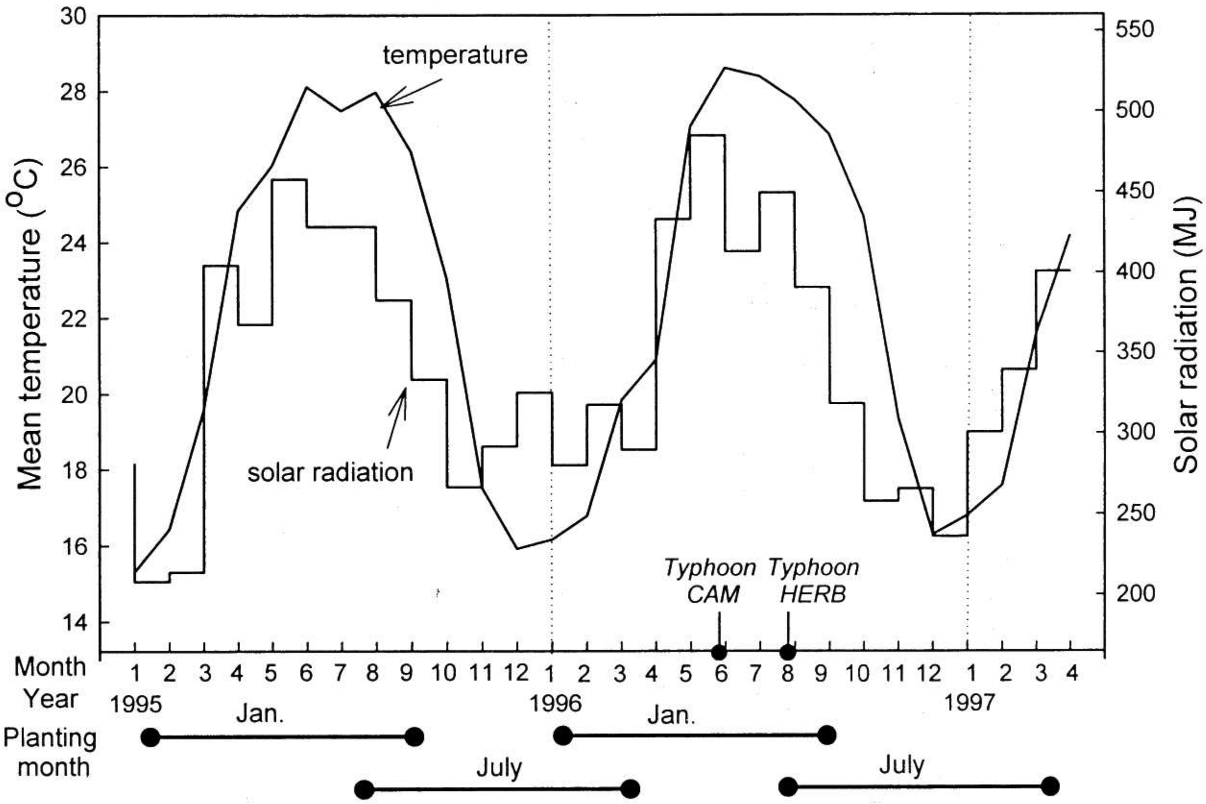

圖 1. 1995年1月至1997年4月試驗期間在農業試驗所的每月平均日溫及累積日射量之變化。

Fig. 1. Daily mean temperature and monthly solar radiation at Taiwan Agricultural Research Institute fromJanuary 1995 to April 1997.

株各部位在全生育期間皆以葉片的氮素濃度最高（3.8~5.7%），葉柄與球莖則相近（0.6~3.1%）。水芋植株各部位的氮素濃度在移植後第3個月之前，期作及年度之間變化呈較大的差異；隨後在各生育期間到收穫爲止，1月種植期在不同期作及年度的變化都趨於一致，沒有太大的起伏變動，葉片維持在3.8~4.5%之間（圖3-A），而葉柄與球莖則爲1.0~2.2%（圖3-B,C），但7月種植期的葉片及葉柄之氮濃度在移植後第5個月以後，則似乎呈逐漸緩慢下降（圖3-A,B）。到成熟收穫時，兩種植期之葉片氮濃度仍有4%左右（圖3-A），這是因爲芋在生長後期雖然大的老葉已老化脫落，但同時小的新葉則持續生成。

水芋兩年試驗於1月及7月不同種植期下生育期間植株各部位氮素含量之變化，列於圖4。期作間的氮素含量變化有很大之差異，但同一期作不同年度之間氮素含量趨勢表現一致（除了1996年於移植後第6個月起由於連續颱風侵害，其地上部氮素含量顯然較1995年試驗結果爲低）。水芋植株在移植後葉片氮素含量隨生長時間增加， 1月種植期之生長初期的葉片氮素含量雖低於7月種植期，但自移植後第3個月起，1月種植期的葉片氮素含量便快速增加，至移植後第5個月時達最高值後才急速下降；7月種植期水芋植株在生長初期雖然葉片氮素含量增加很快，但自移植後第3個月起，葉片氮素含量之增

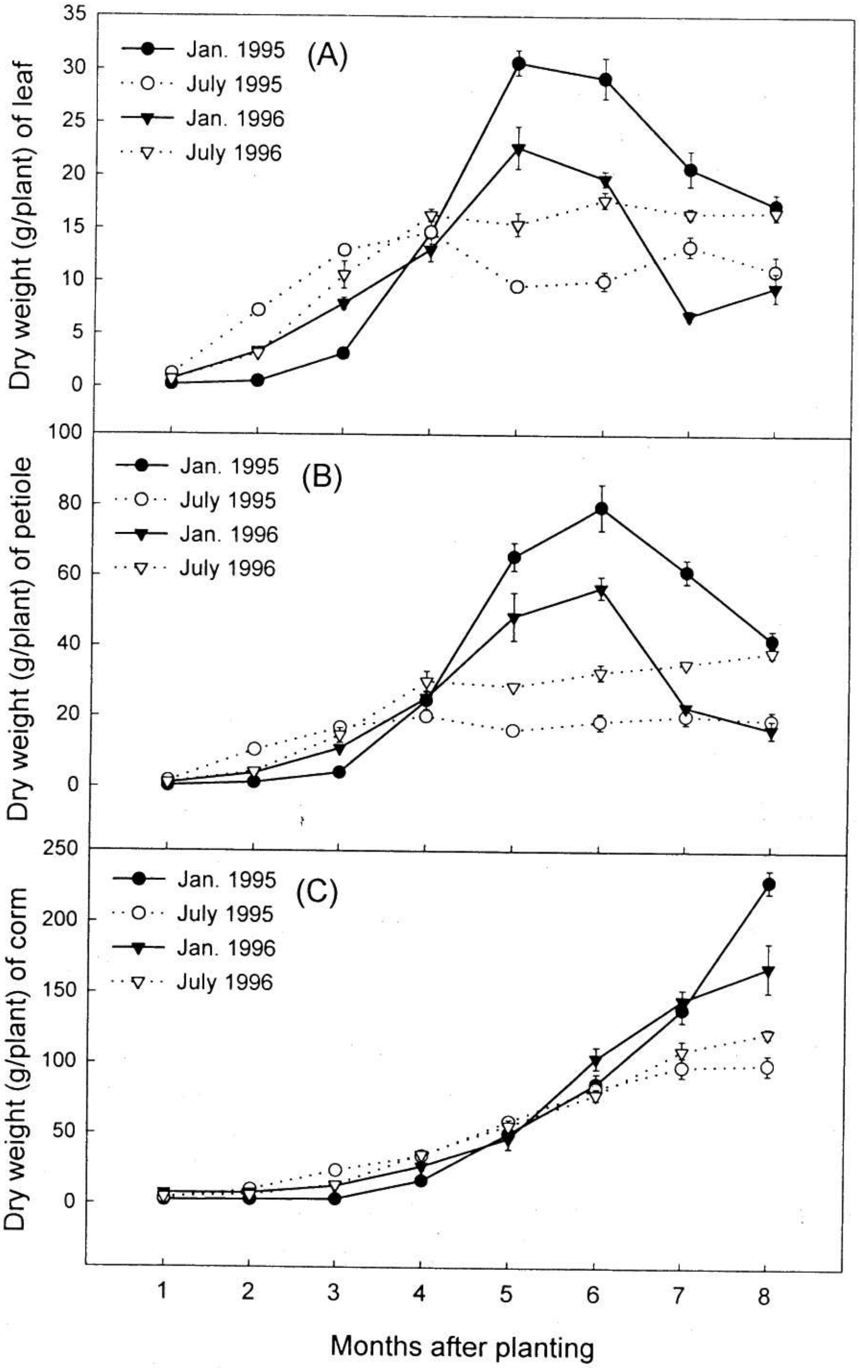

圖 2. 不同期作水芋(A)葉片, (B)葉柄及(C)球莖乾重在全生育期間之變化。

Fig. 2. Changes in the dry weight of (A) leaf, (B) petiole and (C) corm of wetland taro during plant development under different crop seasons.

加變緩，直到收穫止，都未呈現明顯高峰值；在移植後第4～6個月期間，1月種植期的葉片氮素含量都較7月種植期爲高（圖4-A）。水芋的葉柄氮素含量隨生育時間之變化趨勢，亦與葉片相似，雖然1月種植期的葉柄氮素含量在生長初期略低於7月種植期，但自移植後第3個月起即快速增加，到移植後第6個月時達高峰值後才急速下降；7月種植期的葉柄氮素含量在生長初期雖增加迅速，但自移植後第3、4個月起增加速率變得極爲緩慢，直到移植後第8個月收穫止，都未有明顯高峰值；在移植後第4～6個月期間，1月種植期的葉柄氮素含量均較7月種植期爲高（圖4-B）。水芋植株自移植後第2個月起球莖氮素含量增加，至移植後第5個月起，1月種植期的球莖氮素含量之增加變得更快速；7月種植期的球莖氮素含量在移植後均保持一定速率增加，但增加速率較1月種植期爲慢（圖4-C）。

水芋兩年試驗於1月及7月不同種植期下生育期間植株各部位非構造性碳水化合物(TNC)濃度之變化，列於圖5。水芋植株各部位在全生育期間皆以球莖的TNC濃度最高（50～93%），葉柄其次（15～41%），葉片最低（8～19%）。1月與7月種植期水芋葉片的TNC濃度，自移植後均開始下降，約在移植後第5個月時降至最低，隨後又緩慢漸增；在移植後第3～5個月期間，1月種植期之葉片TNC濃度明顯高於7月種植期（圖5-A）。水芋植株葉柄及球莖的TNC濃度有明顯的期作間差異，但同一期作不同年度間的表現趨勢相當一致。芋之葉柄具有貯存碳水化合物的功能，1月種植期的葉柄TNC濃度在移植後第2個月起急速增加，約在移植後第6個月時達到高峰後維持緩慢下降，但7月種植期在全生育期間大致穩定，並無明顯高峰值；在移植後第5~6個月期間，1月種植期之葉柄TNC濃度明顯高於7月種植期（圖5-B）。1月種植期水芋球莖的TNC濃度自移植後第3個月起由減少變爲增加，但7月種植期在移植後即維持極緩慢增加，至移植後第3個月起增加速率更緩，幾乎沒有太大的起伏變動；在移植後第6～8個月期間，1月種植期之球莖TNC濃度明顯高於7月種植期（圖5-C）。

水芋兩年試驗於1月及7月不同種植期下生育期間植株各部位TNC含量之變化，列於圖6。期作間的TNC含量變化有很大之差異，但同一期作不同年度之間TNC含量趨勢表現一致。水芋葉片TNC含量在移植後隨生長時間增加， 1月種植期之生長初期的葉片TNC含量雖低於7月種植期，但自移植後第3個月起，1月種植期的葉片TNC含量便快速增加，至移植後第5個月時達最高值後才開始減少（其中1996年試驗自高峰值後的下降速率甚快，是受到5月下旬及7月下旬颱風損害植株地上部之影響所致）；7月種植期水芋植株在生長初期雖然葉片TNC含量增加很快，但自移植後第3個月起，葉片TNC含量之增加反而變緩，直到收穫止，都未出現明顯高峰值；在移植後第4～6個月期間，1月種植期的葉片TNC含量都較7月種植期爲高（圖6-A）。水芋的葉柄TNC含量隨生育時間之變化趨勢，亦與葉片相似，雖然1月種植期的葉柄TNC含量在生長初期略低於7月種植期，但自移植後第3個月起即快速增加，到移植後第6個月時達高峰值後才急速下降；7月種植期的葉柄TNC含量在生長初期雖增加快速，但自移植後第3、4個月起的增加速率變緩，直到收穫止都未有明顯高峰值；在移植後第4～6個月期間，1月種植期的葉柄TNC含量均較7月種植期爲高（圖6-B）。水芋植株在移植後第2個月起球莖TNC含量增加，從移植後第5個月起，1月種植期的球莖TNC含量之增加變得更爲快速；7月種植期的球莖TNC含量在移植後均保持一定的緩慢速率增加，但增加速率較1月種植期爲慢（圖6-C）。

由以上結果得知，水芋植株各部位的乾物質、氮素含量與TNC含量在不同期作之間的變化趨勢均有很大之差異。1月種植期的葉片乾重、氮素含量及TNC含量自移植後第3個月起增加迅速，在移植後第5個月時達到最高值後才急速下降；然而7月種植期的葉片乾重、氮素含量及TNC含量自移植後第3個月起則一直維持著極緩慢的速率增加，直到收穫爲止，都未有明顯高峰值出現。葉柄的乾重、氮素含量及TNC含量在不同種植期間的變化曲線與葉片相似，惟1月種植期葉柄的高峰值出現在移植後第6個月。1月與7月種植期的球莖乾重、氮素含量及TNC含量在移植後第2個月起由減少變爲緩慢增加，

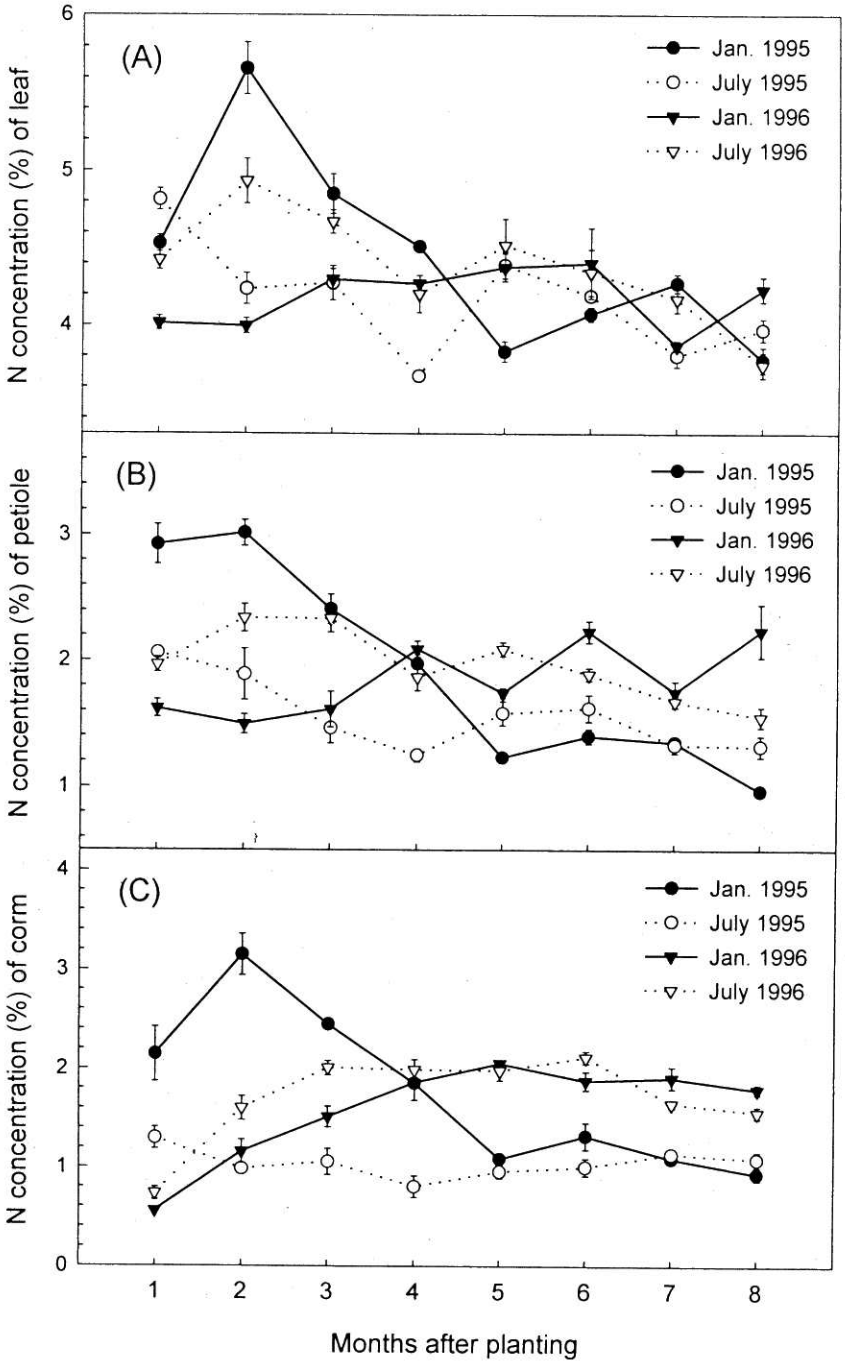

圖 3. 不同期作水芋(A)葉片, (B)葉柄及(C)球莖氮素濃度在全生育期間之變化。

Fig. 3. Changes in nitrogen concentration of (A) leaf, (B) petiole and (C) corm of wetland taro during plant development under different crop seasons.

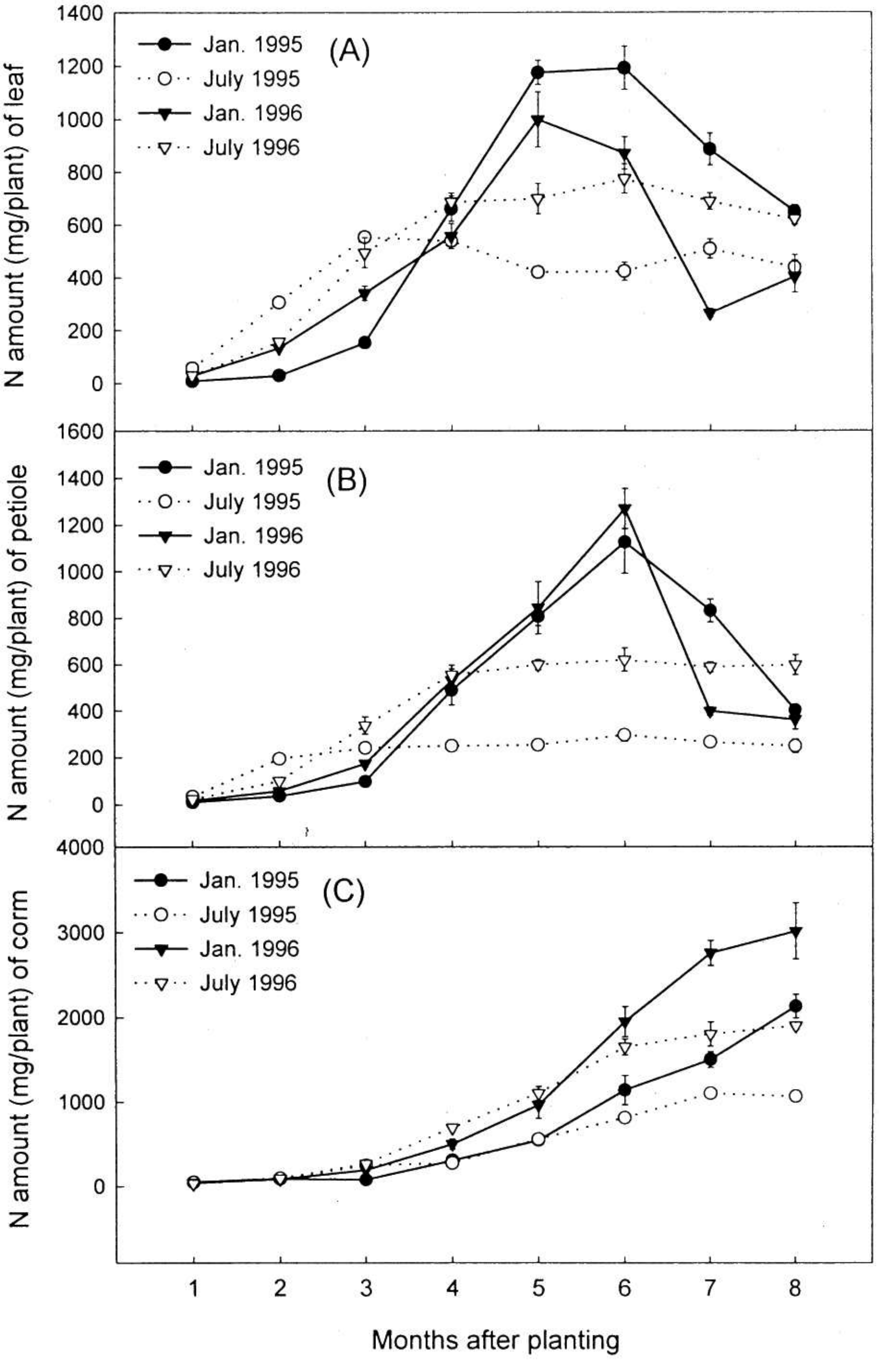

圖 4. 不同期作水芋(A)葉片, (B)葉柄及(C)球莖氮素含量在全生育期間之變化。

Fig. 4. Changes in the amount of nitrogen of (A) leaf, (B) petiole and (C) corm of wetland taro during plant development under different crop seasons.

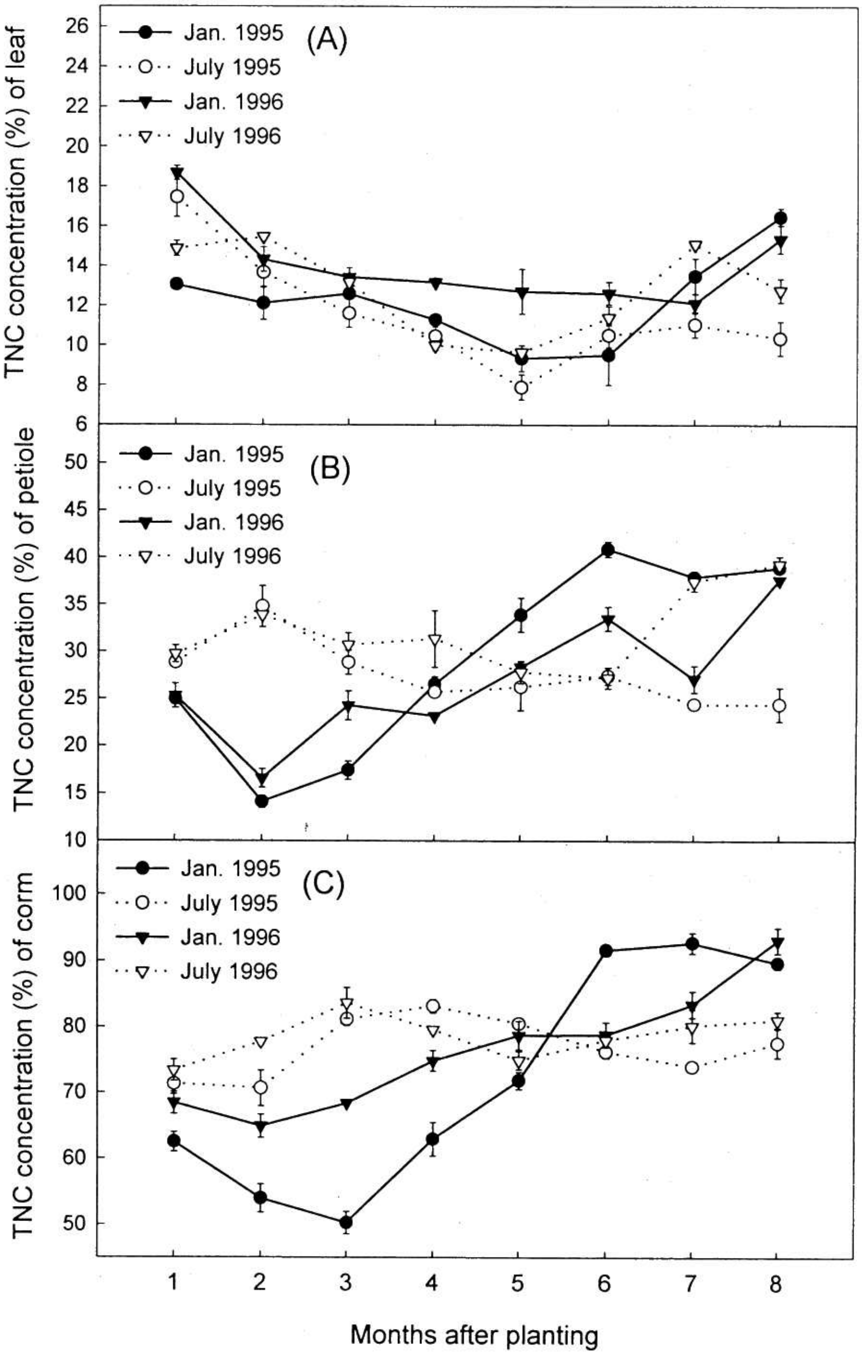

圖 5. 不同期作水芋(A)葉片, (B)葉柄及(C)球莖非構造性碳水化合物濃度在全生育期間之變化。

Fig. 5. Changes in total nonstructural carbohydrates concentration of (A) leaf, (B) petioleand (C) corm of wetland taro during plant development under different crop seasons.

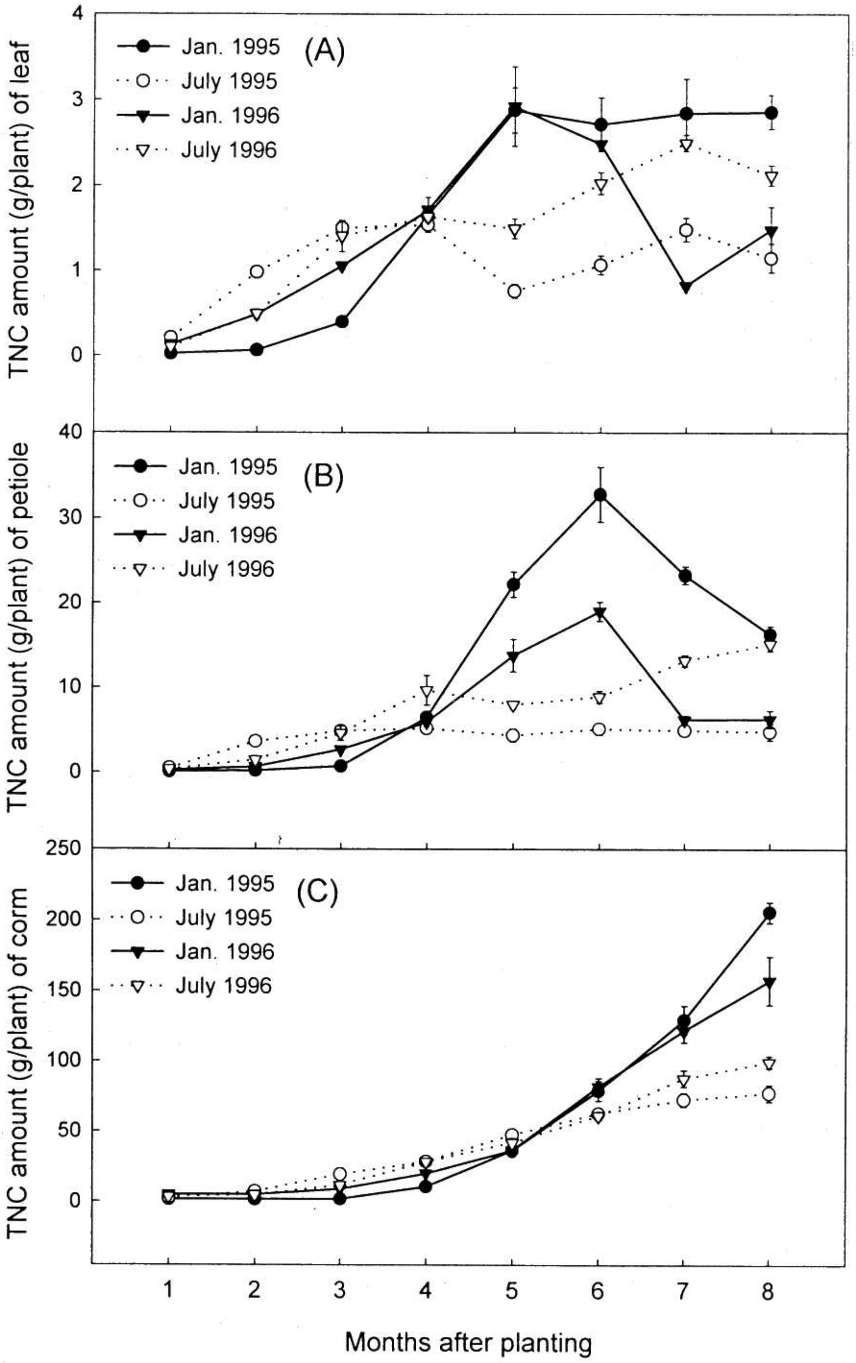

圖 6. 不同期作水芋(A)葉片, (B)葉柄及(C)球莖非構造性碳水化合物含量在全生育期間之變化。

Fig. 6. Changes in the amount of total nonstructural carbohydrates of (A) leaf, (B) petiole and (C) corm of wetland taro during plant development under different crop seasons.

自移植後第5個月起，1月種植期並開始遽增，而7月種植期則一直維持著緩慢速率漸增。因此可知，移植後第2、5、6、8個月應爲水芋光合成物質供需平衡關係產生變化的重要時間點。不同種植期下水芋植株不同部位之乾物質、氮素含量及TNC含量在這些時間區段間的變化差異，分別示於表1、2、3。

由表1顯示，以1月種植期而言，水芋植株總乾物重在生長初期甚低，兩年試驗均不到15公克，但在移植後第2～5個月之間則增加極爲迅速，兩年試驗每株各增加142.1及103.4公克乾物質，主要貢獻來自於地上部之快速成長，佔全株增加量之60％以上，其中並以葉柄之增加最多，該時期爲水芋全生育期間地上部乾物質增加最多的階段；在移植後第5～6個月期間，全株的乾物質增加量僅有50公克左右（兩年試驗各增加48.1及62.4公克），而以球莖乾物質生成量最多（增加量佔全株之75％以上），葉柄乾重增加量則僅有10公克左右，葉片乾物質反而減少；在移植後第6～8個月期間，地上部葉片及葉柄之乾物質均大幅減少，而球莖則快速膨大，該時期爲水芋全生育期間球莖乾物質增加最多的階段。至於7月種植期，亦以移植後第2～5個月間之全株乾物質總生成量爲最多，在此地上部生長旺盛期的階段中，其球莖乾物質增加量與1月種植期相近（1995年試驗），甚至更高（1996年試驗），但地上部葉片及葉柄之乾物質增加量卻明顯地較1月種植期爲低，僅佔全株總增加量之42％不到（1996年試驗），甚至只有15％（1995年試驗），此顯示7月種植期由於生長季節氣候之不利影響，水芋植株地上部的生長受到限制；在移植後第5～8個月期間，地上部葉片及葉柄之乾物質增加量持續變少，甚至呈耗損狀態，同時球莖之增加亦變緩，故全株乾物質之總增加量隨之降低。

表 1. 不同種植期下水芋植株各部位於不同生長階段之乾重(g/plant)變化

Table 1. Changes in the dry weight (g/plant) for the different plant fractions of wetland taro at different growth stages under different planting seasons

Planting month	Interval of MAP[z]	1995				1996			
		Leaf	Petiole	Corm	Totel	Leaf	Petiole	Corm	Totel
Jan.	0 - 2	0.5	1.2	2.9	4.6	3.4	3.9	7.7	14.9
	2 - 5	30.2	64.5	47.5	142.1	19.4	44.8	39.2	103.4
	5 - 6	-1.5	14.1	35.4	48.1	-2.9	8.2	57.1	62.4
	6 - 8	-11.9	-37.7	143.5	93.8	-10.3	-40.2	64.7	14.2
July	0 - 2	7.2	10.4	9.8	27.5	3.2	4.3	6.0	13.5
	2 - 5	2.4	5.9	49.1	57.4	12.3	24.3	49.9	86.5
	5 - 6	0.5	2.3	23.4	26.2	2.3	4.1	22.2	28.7
	6 - 8	1.0	0.5	17.3	18.8	-1.1	5.8	44.3	49.0

[z] MAP: months after planting.

表2顯示不同種植期下水芋植株各部位氮素含量在不同生長階段的變化差異。1月種植期以移植後第2～5個月間的地上部含氮量增加最多，兩年各佔全株總增加量之81及65％，主要集中在葉片（兩年分別增加1145及864毫克），其次爲葉柄（兩年分別增加770及787毫克）；隨後在移植後第5～6個月期間，葉片含氮量驟減，而葉柄含氮量仍繼續增加，雖然葉柄含氮量已不如前期，但仍佔全株總增加量之33%以上（兩年分別增加320及426毫克），該時期植株的氮素累積主要集中於球莖，兩年各佔全株總增加量之64及77％（分別爲593及986毫克）；在移植後第6～8個月期間，葉片及葉柄含氮量大幅減少，而球莖含氮量則快速增加，最高可多出1000毫克以上。7月種植期在生長初期的地上部氮素增加量顯然較1月種植期高出很多，但在移植後第2～5個月間的地上部氮素增加量卻不如1月種植期，其大部分的氮素主要累積在球莖，兩年各佔全株增加量之73及50％（分別增加461及1006毫克），較葉片及葉柄之總計增加量還要多，但此時期仍爲植株總含氮量增加最多的生長階段；隨後在移植後第5～6個

月期間，葉片、葉柄及球莖的含氮量之增加量均變少，尤其是地上部氮素增加量甚至不到100毫克，球莖含氮量之增加則最高可達500毫克以上（1996年試驗）；在移植後第6～8個月期間，葉片及葉柄的含氮量開始減少，而球莖含氮量仍繼續增加，故植株總含氮量仍維持增加狀態。

表 2. 不同種植期下水芋植株各部位於不同生長階段之氮素含量(mg/plant)變化

Table 2. Changes in the amount of nitrogen (mg/plant) for the different plant fractions of wetland taro at different growth stages under different planting seasons

Planting month	Interval of MAP^z	1995				1996			
		Leaf	Petiole	Corm	Totel	Leaf	Petiole	Corm	Totel
Jan.	0 - 2	31	37	89	157	135	58	89	281
	2 - 5	1145	770	457	2372	864	787	875	2525
	5 - 6	16	320	593	930	-126	426	986	1286
	6 - 8	-539	-723	992	-270	-468	-906	1065	-309
July	0 - 2	307	196	97	600	159	101	95	354
	2 - 5	114	59	461	634	542	499	1006	2047
	5 - 6	4	42	253	298	75	22	548	644
	6 - 8	15	-46	255	224	-153	-21	252	77

^z MAP: months after planting.

不同種植期下水芋植株各部位TNC含量在不同生長階段的變化差異，示於表3。以1月種植期而言，生長初期各部位的TNC含量都甚低，在移植後第2～5個月期間，各部位的TNC含量迅速增加，而以球莖所增加的TNC含量最多，兩年試驗各佔58及67％之全株總增加量（分別增加34.6及31.5公克），其次爲葉柄，最高可達37％之全株總增加量（1995年試驗之22公克），而葉片則僅佔全株之5％；在移植後第5～6個月期間，葉片TNC含量不增反減，且葉柄TNC含量之增加量變少，但存於球莖中的TNC卻高出80～90％（兩年試驗分別增加42.5及45.3公克）；移植後第6～8個月之間，葉柄TNC亦開始損失，合計葉片及葉柄之地上部營養器官兩年試驗各損失約16及14公克之TNC，球莖TNC則增加量各高達126.8及75.3公克，此項數值顯示在球莖快速膨大期的生長階段中，若未考慮呼吸作用之消耗，1月種植期的水芋地上部之TNC最高可貢獻13～19％之球莖TNC，其中並以葉柄之貢獻量最大，兩年分別貢獻13及17％之球莖TNC，至於葉片則不到1％。7月種植期在生長初期的葉片及葉柄均含有較1月種植期爲多之TNC，在移植後第2～5個月期間，全株TNC含量卻低於1月種植期，雖然其球莖TNC快速增加，兩年各高出40.5及37.3公克（各佔全株總增加量之99及83％），較1月種植期多了約6公克，但葉片及葉柄之TNC增加量則遠低於1月種植期，1995試驗之葉片TNC甚至有減少現象，表示7月種植期在此時期之光合作用能力較不能因應球莖發育的需要；在移植後第5～6個月期間，葉片及葉柄的TNC含量均增加有限，球莖TNC的增加量亦變少，兩年分別高出15.1及18.9公克，佔全株總增加量之93％；在移植後第6～8個月期間，兩年試驗的葉片TNC均增加0.1公克，但葉柄及球莖TNC之消長變化則不太一致，1995年葉柄TNC減少0.3公克，球莖TNC增加14.6公克，然而1996年葉柄TNC及球莖分別增加6.3及38.5公克。表3同時顯示，1月種植期在移植後第5～8個月間之球莖快速膨大期，球莖TNC在前一個月（移植後第5～6個月）有少部份來自於葉片，但貢獻量不到1％，後三個月（移植後第6～8個月）則主要來自於葉柄，兩年各貢獻13及17％之球莖TNC，故此時球莖TNC可獲得最大之增進。但7月種植期則全然不同於1月種植期，其球莖TNC增加量最高的時期爲移植後第2～5個月，在移植後第5～8個月期間球莖TNC之增加反而變緩。

1月種植期下水芋植株在不同生長階段各部位乾物質、氮素與TNC含量佔全株之比例，列於表4。1995年試驗在移植後第5個月時，葉片佔有全株乾重之20.9%，51.2％之全氮，4.7％之TNC；葉柄佔有

44.8%之全乾物重，但僅有32.7%之全氮，卻有36.3%之TNC；球莖佔34.3%之全乾物重，但僅有16.1%之全氮，卻有59.0%之TNC。此說明了1月種植期於地上部生長旺盛期間氮素主要存在於葉片，而葉柄及球莖爲貯藏TNC的主要所在。到移植後第6個月，葉柄氮素並未減少但TNC佔有率減少爲28.7%，球莖則提高爲68.9%，表示進入球莖快速膨大期，光合成物質亦由葉柄開始轉移到球莖。直到移植後第8個月收穫時，葉片佔有全株乾重之6.0%，44.8%之全氮，1.3%之TNC；葉柄佔有全株乾重之14.6%，28.5%之全氮，7.3%之TNC；球莖佔79.4%之全乾物重，但僅有26.7%之全氮，卻有91.5%之TNC，此與球莖快速膨大期初期（移植後第5個月）之百分比比較，分別爲2.3倍、1.7倍與1.6倍，顯示球莖快速膨大期間有大量物質轉移到球莖。1996年試驗在不同生長階段之含量變化與1995年所發現之結果一致，在移植後第8個月成熟時，球莖佔有86.5%之全乾物重，60.7%之全氮，95.3%之TNC，與球莖快速膨大期初期（移植後第5個月）之百分比比較，分別爲2.2倍、1.0倍與1.4倍。

表 3. 不同種植期下水芋植株各部位於不同生長階段之非構造性碳水化合物含量(g/plant)變化
Table 3. Changes in the amount of total nonstructural carbohydrates (g/plant) for the different plant fractions of wetland taro at different growth stages under different planting seasons

Planting month	Interval of MAP[z]	1995				1996			
		Leaf	Petiole	Corm	Totel	Leaf	Petiole	Corm	Totel
Jan.	0 - 2	0.1	0.2	1.6	1.8	0.5	0.6	5.0	6.1
	2 - 5	2.8	22.0	34.6	59.5	2.4	13.2	31.5	47.1
	5 - 6	-0.2	10.6	42.5	53.0	-0.4	5.2	45.3	50.1
	6 - 8	0.1	-16.5	126.8	110.5	-1.0	-12.7	75.3	61.6
July	0 - 2	1.0	3.6	6.9	11.5	0.5	1.5	4.6	6.6
	2 - 5	-0.2	0.7	40.5	41.0	1.0	6.5	37.3	44.8
	5 - 6	0.3	0.7	15.1	16.2	0.5	0.9	18.9	20.4
	6 - 8	0.1	-0.3	14.6	14.4	0.1	6.3	38.5	44.9

[z] MAP: months after planting.

而7月種植期下水芋植株在不同生長階段各部位乾物質、氮素與TNC含量佔全株之比例，亦列於表4。1995年試驗在移植後第5個月，葉片佔有全株乾重之11.3%，35.6%之全氮，1.5%之TNC；葉柄佔有19.2%之全乾物重， 30.1%之全氮，8.3%之TNC；球莖佔69.4%之全乾物重，但僅有34.3%之全氮，卻有90.2%之TNC。此顯示7月種植期於地上部生長旺盛期間氮素主要存在於葉片及葉柄，而球莖爲貯藏TNC的主要所在，但葉片及葉柄地上部合計佔有65.7%之全氮，較1月種植期之83.9%低得很多。到移植後第6個月，葉片及葉柄的乾物質及氮素均減少，且其TNC含量仍然甚低，而球莖氮素佔有率提高爲52.9%，球莖TNC佔有全株之比例高達91.0%。此表示由於7月種植期在地上部生長旺盛期，正逢入冬，地上部生長受到限制，致使進入球莖快速膨大期後，地上部並沒有太多的光合成物質轉移到球莖。一直到收穫爲止，地上部之葉片及葉柄仍維持佔約50%之全氮，及佔約8%之TNC，此與球莖快速膨大期初期（移植後第5個月）之百分比比較，相差無幾。1996年試驗在不同生長階段之含量變化與1995年所發現之結果大致相同，在移植後第8個月成熟時，球莖佔有68.9%之全乾物重，96.0%之全氮，85.2%之TNC，與球莖快速膨大期初期（移植後第5個月）之百分比比較，增加很少。此說明了7月種植期或許可以提前在移植後第6個月即採收，倘久置於田間對提高球莖產量之效益相當有限。

表 4. 不同種植其下水芋植株各部位於不同生長階段之乾物質、氮素含量及非構造性碳水化合物含量佔全株之比例(%)

Table 4. Partiton (% of total) of dry matter, nitrogen and total nonstructural carbohydrates among different plant fractions of wetland taro at different growth stages under different planting seasons

Planting month	Planting year	MAP[z]	Dry matter			N			TNC		
			Leaf	Petiole	Corm	Leaf	Petiole	Corm	Leaf	Petiole	Corm
Jan.	1995	2	11.8	26.6	61.6	19.6	23.6	56.9	3.8	9.6	86.6
		5	20.9	44.8	34.3	51.2	32.7	16.1	4.7	36.3	59.0
		6	15.0	41.0	44.0	34.5	32.6	32.9	2.4	28.7	68.9
		8	6.0	14.6	79.4	44.8	28.5	26.7	1.3	7.3	91.5
	1996	2	22.7	26.0	51.3	7.8	11.7	80.6	8.0	10.5	81.5
		5	19.2	41.1	39.6	22.4	19.1	57.5	5.5	25.9	68.6
		6	11.0	31.5	57.6	21.3	31.0	47.6	2.4	18.4	79.2
		8	4.9	8.6	86.5	25.0	14.3	60.7	0.9	3.8	95.3
July	1995	2	26.4	37.9	35.7	34.1	20.7	45.2	8.5	31.4	60.0
		5	11.3	19.2	69.4	35.6	30.1	34.3	1.5	8.3	90.2
		6	9.1	16.8	74.1	27.7	19.4	52.9	1.6	7.4	91.0
		8	8.6	14.8	76.7	27.5	25.8	46.7	1.4	5.8	92.8
	1996	2	23.8	32.0	44.3	19.9	19.2	60.8	7.5	22.2	70.3
		5	15.5	28.7	55.9	3.8	3.9	92.3	2.9	15.5	81.5
		6	13.8	25.5	60.7	25.5	20.4	54.1	2.8	12.4	84.8
		8	9.4	21.7	68.9	2.5	1.4	96.0	1.8	13.0	85.2

[z] MAP: months after planting.

討 論

本省中部地區一年當中種植水芋，以1月種植期可獲致較高的球莖產量，而7月種植期則產量較低[(2)]。作物乾物質的生產是整個生育期間光合成物質累積與消耗的綜合表現，由本試驗結果得知，水芋植株各部位的乾物質在不同期作間的生長累積變化趨勢有很大的差異（圖2）。以 1月種植期而言，在地上部生長旺盛期（移植後第2～5個月）間地上部（葉片及葉柄）兩年試驗分別增加94.7 及64.2公克乾物質（表1），在移植後第5個月時地上部乾物重兩年試驗各佔全株乾物重之65.7及30.5%(表4)，並在移植後第5、6個月達最高值後急速下降（圖2）。然而7月種植期的地上部乾物重則自移植後第3 個月起，一直維持著緩慢速率增加（圖2），在地上部生長旺盛期（移植後第2～5個月）間，其地上部乾物質增加量兩年試驗各約爲1月種植期的0.6及0.1倍而已 （表1）。根據陳[(2)]研究報告指出，當總乾物重固定時，水芋球莖乾物重與地上部乾物重之間有極顯著的正相關關係。乾物質生產量與產量間存在一定程度的正相關關係，在水稻也有同樣發現[(6,21)]。由本試驗結果顯示，1月種植期在移植後第2～5個月期間，正處於高溫及高日射量的氣候環境（圖1），顯示此時主要行光合作用的綠色組織提供預貯光合成產物的能力強，使得植株乾物重較高且球莖產量高；反之，7月種植期在移植初期的高溫對植株光合作用助益不大，但於地上部生長旺盛期間，由於氣溫逐漸降低且日射量減少（圖1），導致光合作用能力偏低，而低光合成生產能力供源不足，於是使得植株乾物重及球莖產量均不如1月種植期。但值得注意的是，在進入球莖快速膨大期之後，7月種植期的植株地上部仍繼續生長，其乾物重持續緩慢累積，直至收穫爲止，都未有明顯下降趨勢（圖2），因此若能進一步探討其乾物質累積過程及分配效率，供源不足或許不是造成其低產的唯一主因。

由於葉片所含氮素的75％係於葉綠體內構成蛋白質，並與光合作用有密切的關係[10]，氮素對作物生長及產量表現具有相當的重要性。多數禾穀類作物開花後如能維持較高的氮素吸收與同化能力，則可保有較高的產量潛能[17,20]。而芋之氮素含量往往會隨著不同生育期及期作而改變[3]。由本試驗結果得知，水芋植株各部位在全生育期間皆以葉片的氮素濃度最高（3.8~5.7%），約爲葉柄及球莖的兩倍以上；到收穫時，兩種植期之葉片氮濃度仍維持有4%左右，顯示出芋在生長後期雖然大的老葉已老化脫落，但同時小的新葉則持續生成（圖3）。在移植後第4～6個月期間，1月種植期的葉片及葉柄的氮素含量均較7月種植期爲高（圖4）。在地上部生長旺盛期（移植後第2～5個月）間，1月種植期水芋植株地上部營養器官的含氮量佔全株比例甚高，主要集中在葉片，兩年試驗各佔全株含氮量之34.5及51.2%（表4），隨後在球莖快速膨大期（移植後第5～8個月），由於氮素的再轉移及葉片老化影響，葉片含氮量大幅降低（表2），但到收穫時，由於植株小的新葉仍持續生成，葉片含氮量兩年試驗仍各佔全株含氮量之44.8及25.0％（表4）;葉柄之表現與葉片相同，其在收穫時葉柄含氮量兩年試驗各佔全株含氮量之28.5及14.3％(表4)。反觀7 月種植期水芋植株在各生育階段地上部營養器官的氮素累積量偏低（表2），在整個生育期間葉片含氮量佔全株含氮量之比例最高不超過36％，葉柄則不超過38%（表4）。由於7 月種植期地上部綠色組織在整個生育期間含氮量偏低，故影響光合作用能力，因此光合產物少而造成供源能力差，可能是7月種植期產量表現低落的原因。而不同種植期間的球莖含氮量亦有明顯差異（圖4），在移植後第6～8個月間，1月種植期的球莖氮素增加量兩年試驗分別約爲7月種植期的1.6及2.0倍(表2)，顯示1月種植期不僅葉片及葉柄的含氮量高，同時轉移至球莖積儲之氮素轉流量亦較高。

TNC爲植株生長和發育的主要能量能源，Yoshida[21]認爲不良環境下預貯物質對產量更具重要性，但由於氮肥用量及日照與氣溫等氣象因子對預貯TNC均有極大影響，因此年度間與期作間的變化極大[13,15]。由本試驗結果得知，水芋植株各部位在全生育期間皆以球莖的TNC濃度最高，葉柄其次，葉片最低；葉柄具有貯存碳水化合物的功能，且與球莖之TNC濃度同樣有明顯的期作間差異（圖5）。1月種植期在移植後第5～8個月期間球莖TNC濃度及含量快速累積（圖5,6），在移植後第5個月時球莖TNC含量兩年試驗均約佔全株含量之60%左右，但在收穫時則可提高到90%以上（表4），而其地上部TNC含量雖在移植後第2～5個月迅速增加(表3)，兩年試驗各佔全株TNC含量之41.0及31.4％，但到移植後第6個月則開始減少，至成熟收穫止，兩年試驗地上部各僅佔全株TNC含量之8.6及4.7％（表4）。7月種植期的球莖TNC濃度自移植後第3個月起即無太大的起伏變動（圖5），而且球莖TNC含量自移植第5個月起也維持極緩慢速率增加（圖6），在移植後第5個月時球莖TNC含量兩年試驗各佔全株含量之90.2及81.5%，在收穫時則各爲92.8及85.2%，相差無幾（表4），而其地上部TNC在移植後第2～5個月期間增加量甚低（表3），兩年試驗僅各佔全株含量之9.8及18.4％，直到收穫止，地上部仍然維持7.2及14.8%之全株TNC含量，未有大幅降低趨勢（表4）。顯然，1月種植期水芋植株地上部營養器官在地上部生長旺盛期間，可有較多的預貯TNC以供球莖充實，且轉運分配至球莖的效率較7月種植期爲高。由此可知，7月種植期因生長環境氣象條件不利而造成產量低落的原因，除了預貯性光合產物不足以外，轉運分配至球莖的效率偏低，也是重要影響因子之一。

根據陳[2]及陳等[3]報告指出，1月間種植水芋，地上部生長旺盛期可達3個月，但於7月間種植則觀察不到明顯地上部生長旺盛現象。不同種植期的球莖快速膨大期則都持續3～4個月，但球莖膨大速度不一，而以1月種植期最快，7月種植期最慢。此外，不同栽培季節間的同化物質之累積及球莖產量之不足，受葉片生長差異影響甚於淨同化速率，而水芋葉片的生長主要決定於葉面積的擴展速率及持續期，地上部生長旺盛期的高溫及高日射量，能使葉片生長速率較快且持續時間較長[3]。由本試驗結果亦證實，最適及最不利之栽培環境，對水芋植株各器官於不同生長階段的乾物質、氮素與TNC累積之

表現有很大的影響，造成7月種植期低產的最主要原因為生長期間光合成產量不足，同時其轉運分配至球莖的效率低且時間短，故球莖在移植後第6個月以後的乾物質及碳水化合物所增加的量相當有限。因此對7月種植水芋而言，於移植後第6個月即予採收，當可收經濟之效。

誌　　謝

本研究承蒙行政院國家科學委員會補助經費（NSC85-2321-B055-005, NSC86-2321-B055-002, NSC87-2321-B055-003）及本所農藝系作物生理研究室提供化學分析儀器及設備，特此誌謝。

引用文獻

1. 陳建山、魏夢麗、劉大江。1984。期作間水稻光合成物質供需平衡關係之比較。第131-142頁, 稻作區域性與期作性低產及增產措施之研究（劉大江及謝順景主編），台灣省農業試驗所特刊第16號。
2. 陳烈夫。 1996。 水芋收穫指數與乾物質生產分配之關係。 中華農業研究 45：174-185。
3. 陳烈夫、呂椿棠、呂秀英。 1998。 水芋在不同栽培季節之生長分析。 中華農業研究 47：220-241。
4. 陳烈夫、呂椿棠、魏夢麗、呂秀英。 1999。不同種植期對水芋乾物質與氮素累積性狀之影響。 中華農業研究：已接受。
5. 劉大江。1979。水稻生育期溫度對碳水化合物累積與轉流之影響。第101-111頁 臺灣二期作稻低產原因及其解決方法研討會專集（謝順景及劉大江主編），行政院國家科學委員會出版。
6. 謝昱璋。1979。一、二期作水稻之生長與光合作用構成因子。第91-98頁, 臺灣二期作稻低產原因及其解決方法研討會專集（謝順景及劉大江主編），行政院國家科學委員會出版。
7. 戴順發、韓青梅。1991。水芋氮鉀肥施用效應。 興農 267：40-42。
8. 魏夢麗、劉大江。1984。期作間水稻光合成物質生產、分配及產量之比較。第143-152頁 稻作區域性與期作性低產及增產措施之研究（劉大江及謝順景主編），台灣省農業試驗所特刊第16號。
9. 魏夢麗、呂秀英。 1997。 芋的氮肥需求。 台灣省農業試驗所技術服務 31:20-22。
10. Dalling, M. J. 1985. The physiological basis of nitrogen redistribution during grain filling in cereals. In: Exploitation of Physiological and Genetic Variability to Enhance Crop Productivity （J. E. Harper, L. E. Schrader and R. W. Howess, eds.）Amer. Soc. Plant Physiol., Rockville, Maryland.
11. Evans, L. T. 1972. Storage capacity as a limitation on grain yield. In: Rice Breeding. International Rice Research Institute. Los Banos, Philippines.
12. Jacobs, B. C., and J. Clarke. 1993. Accumulation and partitioning of dry matter and nitrogen in traditional and improved cultivars of taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott) under varying nitrogen supply. Field Crops Res. 31:317-328.
13. Judel, G. K., and K. Mengel. 1982. Effect of shading on nonstructural carbohydrates and their turnover in culms and leaves during the grain-fillling period of spring wheat. Crop Sci. 22:958-962.
14. Manrique, L. A. 1994. Nitrogen requirements of taro. J. Plant Nutrition 17:1429-1441.
15. McCraig, T. N., and J. M. Clarke. 1982. Seasonal changes in nonstructural carbohydrate levels of wheat and oats grown in a semiarid environment. Crop Sci. 22:963-970.
16. Muchow, R. G., and G. L. Wilson. 1976. Photosynthetic and storage limitations to yield in *Sorghum bicolor* (L. Moench). Aust J. Agric. Res. 27:489-500.
17. Sinclair, R. R., and C. T. de Wit. 1975. Comparative analysis of photosynthate and nitrogen requirement in the production of seeds by various crops. Science 189:565-567.
18. Smith, D. 1969. Removing and Analyzing Total Nonstructural Carbohydrates from Plant Tissue. Wis. Agric. Expl. Sta. Res. Rep. 41. 11pp.
19. Tsai, C. Y., D. M. Huber, and H. L. Warren. 1978. Relationship of the kerel sink for N to maize productivity. Crop Sci. 18:399-404.

20. Tsai, C. Y., D. M. Huber, and H. L. Warren. 1980. A proposed role of zein and glutelin as N sinks in maize. Plant Physiol. 66:330-333.

21. Yoshida, S. 1972. Physiological aspects of grain yield. Ann. Rev. Plant Physiol. 23:437-464.

Comparison on the Photosynthetic Production in Wetland Taro during Plant Development between Crop Seasons [1]

Meng-Li Wei[2], Lit-Fu Chan[3], Chun-Tang Lu[2], and Hsiu-Ying Lu[2]

Summary

Corms of wetland taro (Colocasia esculenta (L.) Schott) were planted in the most favorable (January) and less favorable (July) cropping seasons in the year 1995 and 1996 in Taiwan. Plants were randomly samples at one-month interval from planting to harvest (the 8th months after planting). Data of dry weight, total nitrogen (N) and total nonstructural carbohydrates (TNC) concentration in different plant fractions was analyzed. The purpose of this study was to understand the causes of yield difference due to seasonal factors and to find out the major limited factors for low yield.

It was detected that leaf contained the highest N concentration while corm contained the highest TNC concentration during the whole growth period for both cropping seasons. It was also found that petiole had the capability of storing carbohydrates. The dry weight of corm was higher on January planted plants than July planted plants for both two years. It was assumed that high temperature and high solar radiation during plants vigorous top-growth stage for January planted plants increased the capability of dry matter production in the aboveground vegetative organs along with higher amount of nitrogen transferring to the corm. Similarly, the contribution of TNC to corm bulking was found also high on January planted plants. The maximum possible contribution of total stored TNC to corm TNC at the corm rapid-bulking stage were up to 13~19 % on January planted plants when the respiratory consumption was not considered. In conclusion, all the factors for higher photosynthetic production may result in the higher yield on January planted plants. On the other hands, declining temperature, solar radiation and shorter photoperiod caused poor photosynthetic production during vigorous top-growth stage in the aboveground vegetative organs. Therefore the less photosynthetic production transferring to the corm during vigorous top-growth stage may conduct to main cause of lower yield for July planted plants. It was thought that the production of dry matter and carbohydrates during the vigorous growth stage was not enough to meet the demanding for rapid corm bulking since the partition of total dry weight, N and TNC in corm has not significantly increased during the 6th months after planting to the harvest.

Key words: Taro, Planting season, Dry matter, Nitrogen, Total nonstructural carbohydrates.

---

1. Contribution No 1991 from Taiwan Agricultural Research Institute, Council of Agriculture.
2. Respectively, Assistant Agronomist, Assistant Agronomist and Senior Agronomist, Department of Agronomy, TARI, Wufeng Taichung, Taiwan, ROC.
3. Research Assistant, Office of Farm Management, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.